

**ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ И ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА РОСТСТИМУЛИРУЮЩУЮ И
АНТАГОНИСТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЕННЫХ БАКТЕРИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ ДЛЯ БИОРЕМЕДИАЦИИ ПОЧВ
(Аналитический обзор)**

В.К.ЧЕБОТАРЬ, кандидат биологических наук, зав.лабораторией

А.В.ЩЕРБАКОВ, аспирант

Е.П.ЧИЖЕВСКАЯ, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

В.Б.ПЕТРОВ, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник

Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии

Резюме. Приведены данные о влиянии загрязнения тяжелыми металлами и засоления на почвенные микроорганизмы. Показано, что тяжелые металлы и засоление существенным образом влияют на микробную активность почв, а также на метаболическую активность почвенных микроорганизмов. Анализ литературных данных показал, что биологическая очистка техногенно загрязненных территорий является эффективным и перспективным приемом. Для этого предлагается использовать высокоэффективные растительно-микробные системы.

Ключевые слова: тяжелые металлы, ризобактерии, засоление, биоремедиация, растительно-микробные системы

Загрязнение почв тяжелыми металлами и использование растительно-микробных систем для их деградации.

Загрязнение сельскохозяйственных земель и грунтовых вод тяжелыми металлами непосредственно связано с деятельностью человека. Избыточное накопление тяжелых металлов оказывает токсическое действие на большинство растений. Ионы тяжелых металлов, при их повышенной концентрации в окружающей среде активно поглощаются корнями растений и поступают в надземные органы растений, вызывая нарушение метаболизма и замедление роста [1,2]. Повышенное содержание тяжелых металлов в загрязненных почвах приводит к уменьшению микробной активности почв, снижению их плодородия и, в конечном счете, к снижению урожая с/х культур [3]. Эксперименты показали, что число бактерий в ризосфере травы *Diplachne fusca*, выращиваемой на почве с высоким содержанием тяжелых металлов составляло $1,0 \times 10^7$ КОЕ/г, что было на несколько порядков меньше, чем в не загрязненной почве [4]. Микробиологические исследования почв, загрязненных тяжелыми металлами показали, что в этих почвах значительно снижалось биоразнообразие и биомасса микробных сообществ [5-8]. Исследованиями было показано, что долговременное загрязнение почв имеет негативное действие на микробную активность почв, особенно на микробное дыхание почв [9]. Однако и кратковременное загрязнение почв тяжелыми металлами также оказывает негативное влияние на микробную активность почв и численность микроорганизмов [10,11]. Высокое содержание тяжелых металлов может значительно снижать метаболическую активность, биомассу и биоразнообразие ризобактерий [12,13]. Некоторые ризобактерии способны продуцировать ряд веществ, таких как антибиотики (включая фунгициды), летучие цианиды, фитогормоны (ИУК), сидерофоры, которые повышают доступность тяжелых металлов растениям и способствуют их поглощению корнями растений [14-16]. Было показано, что поглощение меди и кадмия растениями значительно ингибировалось при продуцировании ИУК (ауксина) эндофитными и неэндофитными штаммами азоспирилл [17].

При этом, основной проблемой, связанной с загрязнением тяжелыми металлами является их устойчивость к биодegradации в течение длительного времени. Затраты, связанные с очисткой загрязненных земель обычным способом, таким как сжигание или удаление являются весьма значительными. Так, по оценкам экспертов очистка всех загрязненных территорий в США обойдется в 1,7 триллиона долларов. Кроме того, общепринятая практика очистки загрязненных почв не всегда является эффективной [18]. В связи с этим, поиск альтернативных недорогих, экологически безопасных и эффективных способов очистки техногенно загрязненных территорий представляет большой практический интерес.

Таким альтернативным методом является биологическая очистка техногенно загрязненных почв или биоремедиация, суть которой состоит в использовании микроорганизмов или других биологических систем для удаления поллютантов [19-21]. Исследования показали, что ризобактерии могут быть устойчивыми к тяжелым металлам и играть существенную роль в мобилизации или иммобилизации тяжелых металлов [22]. Биоремедиация может быть использована без удаления и транспортировки загрязненных почв *in situ* при сохранности почвенной структуры. Другим преимуществом биоремедиации является практически полная минерализация поллютантов микроорганизмами [23]. В последнее время биоремедиация стала более часто использоваться для очистки техногенно загрязненных территорий, благодаря лучшему пониманию микробиологических процессов, происходящих в почве. Для разработки эффективных технологий очистки техногенно загрязненных территорий необходимо учитывать такие параметры как природа поллютантов, процессы миграции поллютантов в почве и воде, доступность источников питания и микробный состав почв [24,25].

В настоящее время существует несколько технологий очистки почв, загрязненных тяжелыми металлами используя растительно-микробные системы [26-28]. Они связаны с поглощением тяжелых металлов из почвы и их перемещением в надземную часть растений, закреплением поллютантов в корнях растений, предотвращая таким образом их миграцию в почве и грунтовых водах, переводом поллютантов в менее токсические соединения. Для такого рода биоремедиации обычно используют такие с/х культуры как табак, горчица, подсолнечник, кукуруза, которые способны к гипераккумуляции поллютантов [29]. То есть растение можно рассматривать как своеобразный биологический насос, работающий при помощи солнечной энергии, притягивающий воду к своим корням, аккумулируя таким образом водорастворимые поллютанты и в конечном счете разлагая их [30].

Следует отметить, что минералы, органическое вещество и микроорганизмы составляют единое целое почвы. Эти три компонента составляют единую взаимосвязанную систему [31]. Это может объяснить почему рассматривая динамику этой системы, необходимо рассматривать и динамику корневой системы, которая создает эффект ризосферы [32-34]. Если принять корни растений за точку отсчета, то почва может быть разделена на три основные зоны: ризоплану (поверхность корня), ризосферу (почва под влиянием корня) и собственно почву [35]. При изучении ризосферы можно выделить три основных направления:

- влияние корней растений на микроорганизмы
- влияние микроорганизмов на рост растений
- влияние ризосферы на почвообитающие фитопатогены и заболеваемость растений [36].

Использование эффективных растительно-микробных систем имеет преимущество в том, что значительно увеличивается микробиологическая и метаболическая активность в ризосфере растений. Это приводит к значительному улучшению физических и химических свойств загрязненных почв и увеличению контакта микроорганизмов, ассоциированных с корнями растений с поллютантами в почве [37-39]. Основной причиной лучшей деградации тяжелых металлов в ризосфере является увеличение численности микроорганизмов, а также их метаболической активности. Известно, что растения активно выделяют корневые

экссудаты, содержащие сахара, органические кислоты и аминокислоты, которые служат питательной средой для почвенных микроорганизмов [40]. Кроме того, в качестве источников питания в ризосфере поступает муцигель, выделяемый клетками корня, отмершие клетки корня и сам отмерший корень целиком [41-43]. Состав ризосферной микрофлоры определяется составом корневых выделений, а также видом растения [44], типом корневой системы, возрастом растения, типом и историей почвы [45].

Известно, что в ризосфере доминируют грамотрицательные палочковидные бактерии рода *Pseudomonas*. Присутствие и выживаемость хозяйственно-ценных видов ризобактерий хорошо описано для таких процессов как биоконтроль почвообитающих фитопатогенов [46-48], фитостимуляция биоудобрениями [49,50].

Успех этих необходимых процессов связан с присутствием в ризосфере адаптированных ризобактерий, которые способны приживаться на корнях растений, конкурировать за корневые экссудаты и поддерживать свою высокую численность [51,52]. Одним из эффективных приемов использования биоинокулянтов, созданных на основе адаптированных ризобактерий, является их нанесение на семена растений [53,52]. Бактерии, принадлежащие к роду *Pseudomonas* очень сильно различаются по своей способности эффективно колонизировать корни растений. Это имеет очень большое значение, так как колонизация корней является лимитирующим фактором эффективного биоконтроля болезней, вызываемых почвообитающими фитопатогенами [54,55]. Для изучения моделей колонизации корней растений микроорганизмами могут быть использованы различные инструменты такие как: микроскопия [56,57], микроскопия, связанная с использованием маркированных штаммов [58] или штаммов, имеющих репортерные гены [59-61]. В исследованиях, проведенных *in vitro* было показано, что при инокуляции семян или проростков, клетки псевдомонад в основном появляются в виде микроколоний вдоль соединения клеток эпидермиса, где происходит выделение корневых экссудатов [56,62]. Во многих исследованиях по микробиологической очистке техногенно загрязненных почв, было показано, что численность ризосферной микрофлоры возрастала при развитии корневой системы растений. Важным фактором этих технологий являлось нанесение на семена специально отселектированных ризобактерий и их успешная колонизация корней инокулированных растений [37,63]. Куйпер с соавторами [37] выдвинули гипотезу о том, что важно подобрать соответствующий штамм ризобактерии к соответствующему растению и нанести его на семена перед посадкой. Этот штамм совместно с аборигенной микрофлорой сможет эффективно колонизировать корневую систему растений, улучшая таким образом процесс биологической очистки. Кроме того, такие эффективные колонизаторы корней, обладающие способностью разлагать поллютанты, смогут эффективно распространяться в ризосфере вместе с растущими корнями растений.

Таким образом, можно сделать вывод, что биологическая очистка техногенно загрязненных территорий является эффективным и перспективным приемом. Это было показано во многих исследованиях [64]. Однако эти данные в основном касались только одной растительно-микробной системы для деградации одного поллютанта. Таким образом, предстоит разработать аналогичные растительно-микробные системы для деградации разных поллютантов. Использование таких растительно-микробных систем может стать эффективным и экономически рентабельным приемом биологической очистки техногенно-загрязненных территорий.

Использование микроорганизмов для выращивания с/х культур на засоленных почвах.

Заболачивание или засоление почв, также как и недостаток влаги являются основными абиотическими стрессами в ближайшем будущем при сельскохозяйственном производстве, принимая во внимание глобальное изменение климата. Более того, в последнее время участились засухи во многих регионах мира, что привело к засолению

многих орошаемых земель [65]. В настоящее время, около 50% всех орошаемых земель подвержены засолению [65]. Ситуация настолько серьезная, что стоит вспомнить, что гибель Месопотамии непосредственно связана с засолением орошаемых почв [66] и она может повториться во многих регионах мира. В настоящее время существует несколько подходов для выращивания с/х культур в условиях засоления:

- постепенное увеличение устойчивости с/х культур к засолению путем селекции
- скрещивание с/х культур с дикими предками, устойчивыми к засолению
- одомашнивание галофитных растений, обладающих агрономически полезными свойствами [67].

С другой стороны, существуют альтернативные агrobiотехнологические подходы к получению с/х продукции на засоленных почвах [68]. Это:

- использование природного генетического разнообразия либо путем обычной селекции растений в условиях засоления, либо путем картирования генов, ответственных за устойчивость к засолению и последующему введению этих генов в геном при селекции растений

- создание трансгенных растений, устойчивых к засолению [69]

- использование растительно микробных систем для получения с/х продукции на засоленных почвах [70].

Так, было предложено инокулировать семена или саженцы растений ризобактериями родов *Rhizobium* и *Azospirillum*, а также микоризными грибами для преодоления стресса растений, вызванного засолением [71]. Даже при использовании высококачественного посевного материала овощных культур, всхожесть растений значительно зависит от засоления почв, или полива растений засоленными водами [72]. Овощные культуры вообще более чувствительны к засолению, чем зерновые и кормовые культуры [67]. Среди овощных культур салат (*L. Sativa*) является наиболее чувствительным к засолению [73], по сравнению с брокколи (*Brassica oleracea* var. *italica*), огурцом (*Cucumis sativus*), шпинатом (*Spinacia oleracea*), капустой (*Brassica oleracea*) и перцем (*C. annuum*). Действительно, при высокой концентрации NaCl (60 mM) в питательном растворе, всхожесть семян салата, прирост корней, рост и созревание зеленой массы были сильно угнетены [74].

Недавними исследованиями было показано, что использование ризобактерий рода *Azospirillum* для инокуляции растений способно значительно смягчить негативный эффект засоления [75]. Так, в контрольном варианте, в присутствии 80 mM NaCl всхожесть семян салата падала с 88.6 до 11.1%, а при инокуляции азоспириллами всхожесть уменьшалась только с 97.6 до 74.8% [75]. Растения, выращенные из инокулированных семян и орошаемые соленой водой, имели больший вес зеленой массы, чем растения в контроле [75]. Аналогичный эффект наблюдался также и на моркови [76] и нуте [77]. Положительный эффект инокуляции *Azospirillum* ранее наблюдался на пшенице с. Бак Омбу [78].

Таким образом, подбор совместимых и эффективных растительно-бактериальных систем для получения с/х продукции на засоленных почвах является перспективным агrobiотехнологическим приемом.

Выводы. Техногенное загрязнение окружающей среды, обусловленное расширением масштабов хозяйственной деятельности человека, выдвинули антропогенное воздействие на природные процессы в число наиболее значимых экологических факторов. При этом проблема оценки возможных последствий для биоты глобального и быстрого уровня техногенной нагрузки на биосферу на фоне недостаточной информации о действии различных стресс-агентов (в том числе засоления и тяжелых металлов) может привести к разрушению экосистем и снижению биоразнообразия. Прогнозирование развития техногенной обстановки на сельскохозяйственных угодьях, а также разработка комплекса мероприятий по производству продукции с минимальным содержанием токсикантов базируются на знании особенностей миграции тяжелых металлов и солей хлорида натрия в агроландшафтах и оценке значимости факторов, влияющих на поведение загрязняющих

веществ в системе почва-растение-микроорганизмы, наблюдения за которыми обязательны во всех средах.

Использование растительно-микробных систем может стать эффективным и экономически рентабельным приемом биологической очистки техногенно-загрязненных территорий.

Работа поддержана Госконтрактом Минобрнауки №П760 от 20.05.2010

Литература.

1. Bingham F.T., Pereyea J., Jarrell W.M. Metal toxicity to agricultural crop// *Metal Ions Biol Syst.*-1986.- Vol.20.-P.119-156
2. Foy C.D., Chaney R.L., White M.C. The physiology of metal toxicity in plants// *Annu Rev Plant Physiol.*-1978. Vol.29(1).-P.511-566
3. McGrath S.P. Effects of Heavy Metals from Sewage Sludge on Soil Microbes in Agricultural Ecosystems// In: Ross S.M., editor/ *Toxic Metals in Soil-Plant Systems*- New York-Wiley; 1994.- P. 247-273
4. Abou-Shanab R.A., Ghazlan H., Ghanem K., Moawad H. Behaviour of bacterial populations isolated from rhizosphere of *Diplachne fusca* dominant in industrial sites// *World J Microbiol Biotechnol.*- 2005.- Vol.21(6-7).-P.1095-1101
5. Brookes P.C., McGrath S.P. Effects of metal toxicity on the size of the soil microbial biomass// *Eur J Soil Sci.*-1984.-Vol.35(2).-P.341-346
6. Chander K., Brookes P.C. Effects of heavy metals from past applications of sewage sludge on microbial biomass and organic matter accumulation in a sandy loam soil and silty loam UK soil// *Soil Biol Biochem.* -1991. -Vol.23(10).-P.927-932
7. Jordan M.J., LeChevalier M.P. Effects of zinc-smelter emissions on forest soil microflora// *Can J Microbiol.*- 1975.Vol.21.-P.1855-1865
8. Konopka A., Zakharova T., Bischoff M., Oliver L., Nakatsu C., Turco R.F. Microbial biomass and activity in lead-contaminated soil// *Appl Environ Microbiol.*- 1999.Vol.65(5).-P.2256-225
9. Doelman, P.; Haanstra, L. Short-term and long-term effects of Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, and Zn on microbial respiration in relation to abiotic soil factors// *Plant Soil.* -1984.Vol. 79.-P. 317-321
10. Doelman, P.; Haanstra, L.: Effects of lead on the soil bacterial microflora// *Soil Biol. Biochem.*- 1979.Vol. 1.-P. 487-491
11. Hemida S. K., Omar, S. A., Abdel-Mallek A. Y. Microbial populations and enzyme activity in soil treated with heavy metals// *Water Air Soil Pollut.*-1997.Vol. 95.-P. 13-22
12. Gremion F., Chatzinotas A., Kaufmann K., von Sigler W., Harms H. Impacts of heavy metal contamination and phytoremediation on a microbial community during a twelve-month microcosm experiment// *FEMS Microbiol Ecol.* -2004.Vol.48(2).-P.273-283
13. Sandaa R.A., Torsvik V., Enger O., Daae L.F., Castberg T., Hahn D. Analysis of bacterial communities in heavy metal-contaminated soils at different levels of resolution// *FEMS Microbiol Ecol.*- 1999.Vol.30(3).-P. 237-251
14. Crowley D.E., Wang Y.C., Reid C.P.P., Szaniszló P.J. Mechanism of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plant// *Plant Soil.* -1991.Vol.130(1-2).-P.179-198
15. Barber S.A., Lee R.B. The effect of microorganisms on the absorption of manganese by plants// *N Phytol.* -1974.Vol.73(1).-P.97-106
16. Salt D.E., Blaylock M., Kumar N.P.B.A., Dushenkov V., Ensley B.D., Chet I., Raskin I. Phytoremediation: a novel strategy for the removal of toxic metals from the environment using plants// *Biol Technol.* -1995.Vol.13(5).-P.468-474
17. Kamnev A.A., Tugarova A.V., Antonyuk L.P., Tarantilis P.A., Polissiou M.G., Gardiner P.H. Effects of heavy metals on plant-associated rhizobacteria: comparison of endophytic and non-endophytic strains of *Azospirillum brasilense*// *J Trace Elem Med Biol.*- 2005. Vol.19(1).-P.91-95

18. Dixon B. *Bioremediation is here to stay* // *ASM News* -1996. Vol. 62.- P. 527-528
19. Caplan J.A. *The worldwide bioremediation industry: prospects for profit* // *Tibtech.* - 1993. Vol. 11.- P. 320-323
20. Dua M., Sethunathan N., Johri A.K. *Biotechnology and bioremediation: successes and limitations* // *Appl. Microbial. Biotechnol.* -2002. Vol. 59.- P. 143-152
21. Ульяненко Л.Н., Круглов С.В., Филипас А.С., Арышева С.П. *Влияние регуляторов роста на развитие растений ячменя и накопления в них тяжелых металлов и цезия* -137// *Агрoхимия.* -2004.-№12.- С.1-9
22. Gadd G.M. *Heavy metal accumulation by bacteria and other microorganisms*// *Experientia* - 1990.Vol.46(8).- P.834-840
23. Heitzer A., Saylor G.S. *Monitoring the efficacy of bioremediation* // *Tibtech.* -1993. Vol. 11.- P. 334-343
24. Blackburn J.W., Hafker W.R. *The impact of biochemistry, bioavailability and bioactivity on the selection of bioremediation techniques* // *Tibtech.* -1993. Vol. 11.- P. 328-333
25. Long G.M. *Clean up hydrocarbon contamination effectively* // *Chem. Eng. Progress* - 1993. Vol. 5. -P. 58-67
26. Clemens S., Palmgren M.G., Kramer U. *A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation* // *Trends Plant Sci.* - 2002. Vol. 7.- P. 309-315
27. Cobbett C., Goldsbrough P. *Phytochelations and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis* // *Annu. Rev. Plant. Biol.* -2002. Vol. 53. -P. 159-182
28. Khan A.G., Kuek C., Chaudhry T.M., Khoo C.S., Hayes W.J. *Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation* // *Chemosphere* - 2000. Vol. 41. - P. 197-207
29. Meagher R.B. *Phytoremediation of toxic elemental organic pollutants* // *Curr. Opin. Plant Biol.* -2000. Vol. 3.- P. 162
30. Erickson L.E. *An overview of research on the beneficial effects of vegetation in contaminated soil* // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* -1997. Vol. 829. - P. 30-35
31. Huang P.M. *Soil mineral-organic matter-microorganism interactions: Fundamentals and impacts* // *Advances in Agronomy* - 2004. Vol. 82. - P. 391-472
32. Neumann G., Romheld V. *Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants* // *Plant and Soil* - 1999. Vol. 211. - P. 121-130
33. Charlson D.V., Shoemaker R.C. *Evolution of iron acquisition in higher plants* // *Journal of Plant Nutrition* - 2006. Vol. 29. - P. 1109-1125
34. Kraemer S.M., Crowley D.E., Kretzschmar R. *Geochemical aspects of phytosiderophore-promoted iron acquisition by plants* // *Advances in Agronomy* - 2006. Vol.91. - P. 1-46
35. Manthey J.A., McCoy D.L., Crowley D.E. *Stimulation of rhizosphere iron reduction and uptake in response to iron deficiency in citrus rootstocks.* *Plant Physiology and Biochemistry* - 1994. Vol. 32. - P. 211-215
36. Curl E.A., Truelove B. *The Rhizosphere* // Springer-Verlag, Berlin, Germany. - 1986. - 288p
37. Kuiper I., Bloemberg G.V., Lugtenberg B.J.J. *Selection of a plant-bacterium pair as a novel tool for rhizostimulation of polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading bacteria* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 2001. Vol. 14. - P. 1197-1205
38. Nichols T.D., Wolf D.C., Rogers H.B., Beyrouthy C.A., Reynolds C.M. *Rhizosphere microbial populations in contaminated soils* // *Water Air Soil Pollut.* -1997. Vol. 95. - P. 165-178

39. Schwab A. P., Banks M.K., Arunachalam M. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in rhizosphere soil // in: *Bioremediation of Recalcitrant Organics*. R.E. Hinchee, D.B. Anderson, R.E. Hoepfel, eds. Battelle Memorial Institute, Columbus, OH, U.S.A. - 1995. - P. 23-29
40. Vancura V., Hovadik A. Root exudates of plants. Composition of root exudates of some vegetables // *Plant Soil* - 1965. Vol. 22.- P. 21-32
41. Lugtenberg B.J.J., de Weger L.A. Plant root colonization by *Pseudomonas* spp. // in: *Pseudomonas: Molecular Biology and Biotechnology*. E. Galli, S. Silver, B. Witholt, eds. Am. Soc. Microbiol. Washington, D.C. - 1992. - P. 13-19
42. Lynch J.M., Whipps J.M. Substrate flow in the rhizosphere // *Plant Soil* - 1990. Vol. 129. - P. 1-10
43. Rovira A.D. Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect // *Plant Soil* - 1956. Vol. 7. - P. 209-217
44. Shann J.R., Boyle J.J. Influence of plant species on in situ rhizosphere degradation // in: *Bioremediation Through Rhizosphere Technology*. T.A. Anderson, J.R. Coats, eds. American Chemical Society, Washington, D.C. - 1994. - P. 70-81
45. Anderson T.A., Guthrie E.A., Walton B.T. Bioremediation in the rhizosphere // *Environ. Sci. Technol.* - 1993. Vol. 27. - P. 2630-2636
46. Chebotar' V.K., Makarova N.M., Shaposhnikov A.I., Kravchenko L.V. Antifungal and Phytostimulating Characteristics of *Bacillus subtilis* Ch-13 Rhizospheric Strain, Producer of Biopreparations // *Applied Biochemistry and Microbiology* - 2009, Vol. 45. No. 4. - P.419-423
47. Ching-A-Woeng T.F.C., Bloemberg G.V., van der Bij A.J., van der Drift K.M.G.M. Schripsema J., Kroon B., Scheffer R.J., Keel C., Bakker P.A.H.M., Tichy H.-V., de Bruijn F.J., Thomas-Oates J.E., Lugtenberg B.J.J. Biocontrol by phenazine-1-carboxamide-producing *Pseudomonas chlororaphis* PCL1391 of tomato root caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 1998. Vol. 11. - P. 1069-1077
48. Weller D.M. Biological control of soilborne plant pathogenesis in the rhizosphere with bacteria // *Annu. Rev. Phytopathol.* - 1988. Vol. 26. - P. 379-407
49. Okon Y., Bloemberg G.V., Lugtenberg B.J.J. Biotechnology of biofertilization and phytostimulation // In: *Agricultural Biotechnology*. A. Altman, ed. Dekker, New York. - 1998
50. Чеботарь В.К., Завалин А.А., Кипрушкина Е.И. Эффективность применения биопрепарата экстрасол // М.:Изд. Россельхозакадемии. 2007.-216 с
51. Lugtenberg B.J.J., Dekkers L.C. What makes *Pseudomonas* bacteria rhizosphere competent // *Environ. Microbiol.* - 1999. Vol. 1. - P. 9-13
52. Weller D.M., Thomashow L.S. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere // In: *Molecular Ecology of Rhizosphere Organisms*. F. O'Gara, D.N. Dowling, Boesten, eds. VCH Verlagsgesellschaft mbH., Weinheim, Germany. - 1994. - P. 1-17
53. Schippers B., Scheffer R.J., Lugtenberg B.J.J., Weisbeek P.J. Biocoating of seeds with plant growth-promoting rhizobacteria to improve plant establishment // *Outlook Agric.* - 1995. Vol. 25. - P. 179-185
54. Bull C.T., Weller D.M., Thomashow L.S. Relationship between root colonization and suppression of *Gaeumannomyces graminis* var. *tricitis* by *Pseudomonas fluorescens* strain 2-79 // *Phytopathology* - 1990. Vol. 81.-P. 954-959
55. Ching-A-Woeng T.F.C., Bloemberg G.V., Mulders I.H.M., Dekkers L.C., Lugtenberg B.J.J. Root colonization is essential for biocontrol of tomato foot and root rot by phenazine-1-carboxamide-producing bacteria *Pseudomonas chlororaphis* PCL1391 // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 2000. Vol. 13. - P. 1340-1345
56. Ching-A-Woeng T.F.C., De Priester W., van der Bij A.J., Lugtenberg B.J.J. Description of the colonization of a gnotobiotic tomato rhizosphere by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strain WCS365, using scanning electron microscopy // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 1997. Vol. 10. - P. 79-86

57. Rovira A.D., Newman E.I., Bowen H.J., Campbell R. Quantitative assessment of the rhizoplane microflora by direct microscopy // *Soil Biol. Biochem.* -1974. Vol. 6. - P. 211-216
58. Bloemberg G.V., O'Toole G.A., Lugtenberg B.J.J., Kolter R. Green fluorescent protein as a marker for *Pseudomonas* spp. // *Appl. Environ. Microbiol.* -1997. Vol. 63. - P. 4543-4551
59. Beauchamp C.J., Kloepper J.W., Lemke P.A. Luminometric analysis of plant root colonization by bioluminescent pseudomonads // *Can. J. Microbiol.* -1993. Vol. 39. - P. 434-441
60. Boivin R., Chalifour F.R., Dion P. Construction of a Tn5 derivative encoding bioluminescence and its introduction in *Pseudomonas*, *Agrobacterium* and *Rhizobium* // *Mol. Gen. Genet.* - 1988. Vol. 213. - P. 50-55
61. de Weger L.A., Dunbar P., Mahafee W., Lugtenberg B.J.J., Sayler G.S. Use of bioluminescence markers for detection of *Pseudomonas* bacteria in the rhizosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* -1991. Vol. 57. - P. 3641-3644
62. Bloemberg G.V., Wijffjes A.H.M., Lamers G.E.M., Stuurman N., Lugtenberg B.J.J. // Simultaneous imaging of *Pseudomonas fluorescens* WCS365 populations expressing three autofluorescent proteins in the rhizosphere: new perspectives for studying microbial communities // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 2000. Vol. 13. - P. 1170-1176
63. Ronchel M.C., Ramos J.L. Dual system to reinforce biological containment of recombinant bacteria designed for rhizoremediation // *Appl. Environ. Microbiol.* -2001. Vol. 67. - P. 2649-2656
64. Kuiper I., Lagendijk E.L., Bloemberg G.V., Lugtenberg B.J.J. Rhizoremediation: A beneficial plant-microbe interaction // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 2004. Vol. 17. - P. 6-15
65. Hu Y., Schmidhalter U. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* - 2005. Vol. 168.- P. 541-549
66. Rattan Lal. A modest proposal for the year 2001 // *Journal of Soil and Water Conservation.* - 2000. Vol. 55. - P. 429-433
67. Shannon M.C. Adaptation of plants to salinity // *Advances in Agronomy*- 1997. Vol. 60. - P. 75-120
68. Thomson J. Genetically modified food crops for improving agricultural practice and their effects on human health // *Trends in Food Science and Technology* - 2003. Vol. 14. - P. 210-228
69. Yamaguchi T., Blumwald E. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities // *Trends in Plant Science* - 2005. Vol. 10.- P. 615-620
70. Rueda-Puente E.O., Castellanos T., Troyo-Diéguez E., Díaz de León-Alvarez J.L. Effect of *Klebsiella pneumoniae* and *Azospirillum halopraeferens* on the growth and development of two *Salicornia bigelovii* genotypes // *Australian Journal of Experimental Agriculture* - 2004. Vol. 44. - P. 65-74
71. Bacilio M., Rodríguez H., Moreno M., Hernández J.P., Bashan Y. Mitigation of salt stress in wheat seedlings by a *gfp*-tagged *Azospirillum lipoferum* // *Biology and Fertility of Soils* - 2004. Vol. 40. - P. 188-193
72. Graifenberg A., Lipucci di Paola M., Giustiniani L. Yield and growth of globe artichoke under saline-sodic conditions // *HortScience* - 1993. Vol. 28. - P. 791-793
73. Martínez V., Bernstein N., Läuchli A. Salt-induced inhibition of phosphorus transport in lettuce plants // *Physiologia Plantarum* - 1996. Vol. 97. - P. 118-122
74. Kaya C., Higgs D., Sakar E. Response of two leafy vegetables grown at high salinity to supplementary potassium and phosphorus during different growth stages // *Journal of Plant Nutrition* - 2002. Vol. 25. - P. 2663-2676
75. Barassi C.A., Ayrault G., Creus C.M., Sueldo R.J., Sobrero M.T. Seed inoculation with *Azospirillum mitigates* NaCl effects on lettuce // *Scientia Horticulturae* - 2006. Vol. 109. - P. 8-14
76. Ayrault G. Seed germinability and plant establishment of *Lactuca sativa* and *Daucus carota* inoculated with *Azospirillum* and exposed to salt stress // MSc Thesis, Faculty of Agricultural Sciences, University of Mar del Plata, Argentina.- 2002. - 90 p

77. Hamaoui B., Abbadi J.M., Burdman S., Rashid A., Sarig S., Okon Y. Effects of inoculation with *Azospirillum brasilense* on chickpeas (*Cicer arietinum*) and faba beans (*Vicia faba*) under different growth conditions // *Agronomie* - 2001. Vol. 21. - P. 553-560

78. Creus C.M., Sueldo R.J., Barassi C.A. Shoot growth and water status in *Azospirillum*-inoculated wheat seedlings grown under osmotic and salt stresses // *Plant Physiology and Biochemistry* - 1997. Vol. 35. - P. 939-944